神経力学（I）基礎運動方程式

早大理工　大　貫　　信

（11月21日受理）

§1 序　　論

神経研究の段階をもし三つに分けるとすれば，第一はニューロン，グリア細胞の物性，化学反応プロセス，介在する酵素蛋白等を明らかにする神経化学及び素材物性の研究であり，第二はそれら素子の結合関係，集団のあらわす物理現象を明らかにすることであり，第三は精神物理現象，及び心理現象を解明することである。第二から第三への道は，とりわけ神経現象が入力情報による出力としての興奮現象にあるとするならば，ニューロンの興奮パターンを解析することによって手懸りが得られる。その試みの一つはニューロンの興奮を規定する運動方程式に基いて興奮パターンを調べようとするものがあり，既に1943年に行われた。[1] 第二から第三への道で，その集団運動の研究が心理現象への手懸りとなる物理量を呈示するであろうという事もこの延長線上に考えられる。その時，物性論的な方法の導入が有用であると思われる。ここではその，“運動方程式アプローチ”を行う。

§2 基礎運動方程式

細胞体に到達する他細胞体からのインパルスによる細胞体の興奮電位（PSP）がある閾値を越えると細胞体の発火が起るとする最も単純なモデルはMc Culloch & Pitts のモデルである。このモデルには，発火以前にシナプスに到達して，発火に到らず停留している信号による長時間加重の効果を取り込んでいない。又最近，自発放電の情報処理に果す役割も重視されている。[2] 長時間加重の効果を取り込んだCaianiello eq.[3] は

$$\sigma_i\,(t+dt) = 1\left[\sum_{j}\sum_{r=1}^{\ell} a_{ij}^{(r)}\ \sigma_i(t-r\,dt)\right] \tag{2.1}$$

とあらわされる。但しσは1又は0をとり，

$$1\ [x] = \begin{cases} 1 & x \geq 0 \\ 0 & x < 0 \end{cases}$$

又 i 細胞の閾値の時間変動が $T_i(t)$ の時，a_{ii} は $-T_i\ (t-r'\ dt)$ を含む。但し $t-r'\ dt$ は一つ前の発火が起った時間とする。

$$\sigma_i(t) = 1\ [\nu_i\ (t)]$$

とおくと，$\nu_i(t)$ は，閾値を原点にとった時の i 細胞の静止電位と考えてよい。

（2．1）は

$$\nu_i\ (t+dt) = \sum_j \sum_{r=1}^{\ell} a_{ij}^{(r)}\ 1\ [\nu_j(t-r\ dt)] \qquad (2.2)$$

と等価である。この式でCaianiello 結合係数 a_{ij} が特殊な条件を満足する場合のCollective motionが解析的に調べられている。[4)]

しかし，神経系に於ける如何なるCollective motionが心理現象を持たらすか不明な現在，一般的な取扱いによる物理量の呈示が望まれる。

（2．2）の左辺が正になった瞬間に，i 細胞は発火し，それまで加重された信号は促通によって消却される。その為 ℓ は一つ前の発火時点までしかとらず，それは ν_i の関数になるから（2．2）を厳密に解くことは困難で，ℓ にもある種の仮定を導入せざるを得ない。こうした促通に伴う困難性を克服する為に(2.2)に代る方程式として

$$\nu_i\ (t+dt) = b\ (\nu_i\ (t) + T_i)\ (1 - 1\ [\nu_i\ (t)]) + F(t) - T_i \qquad (2.3)$$

が考えられる。加重及び促通の効果は左辺第一式に含まれる。$b<1$ は dt 時間の信号の滞在に伴う減衰効果をあらわす。F(t) は他細胞からの入力及び自発放電がある場合には，その原因となる力を含む。閾値の変動は，dt時間内は絶対不応期（閾値 $+\infty$）でそれ以上の時間では不変（T_i）とする。（2．3）は閾値が i 細胞について T_i のときのものであるが

$$1_x\ [x] = \begin{cases} 1 & x \geq x \\ 0 & x < 0 \end{cases}$$

とすると（2．3）は

$$\nu_i\ (t+dt) = b\ (\nu_i(t) + T_i - x)\ (1 - 1_x\ [\nu_i(t)]) + F(t) - T_i + x \qquad (2.4)$$

と等価で，任意の x について成立する。

ここで dt に課せられた絶対不応期より大きいという条件は，系の運動に本質的な制約を与える可能性がある。即ち絶対不応期間の入力を無視することになり，ある種の同期性を系にアプリオリに導入する恐れがある。dt を絶対不応期間よりも小さくとれるようにする為に，(2.4) に絶対不応期の閾値効果を導入する。それには仮想的細胞 $\nu^0(t)$ を考え，$\nu^0(t)$ は i 細胞が発火したら直ちに $-L_1$ ($L_1 \gg 1$) をとり不応期間中に除々に x までに復帰し，$\nu^0(t)$ が $-L_1$ と X の間は $\nu_i(t)$ は $-L_1$ をとり，$\nu^0(t)$ が x に復帰後 $\nu_i(t)$ には $-L_1$ が負荷しないようにすればよい。そこで次の方程式が得られる。

$$\begin{aligned}\nu_i(t+dt) = {} & b\nu_i(t)\,(1-1_x[\nu_i(t)]) + F(t) \\ & -T+x+b\,(T-x)\,(1-1_x[\nu_i(t)]) \\ & -L_1\,(1-1_x[\nu^0(t)])\end{aligned}$$

$$\nu^0(t) = -L_1 1_x[\nu_i(t)] - \sum_{j=2}^{N} L_j F_{j-1}(\nu^0(t)) \qquad (2.5)$$

但し

$$F_k(x) = \begin{cases} 1 & -L_k - \dfrac{\triangle}{2} < x < -L_{k+1} - \dfrac{\triangle}{2} \\ 0 & \end{cases}$$

$$(N-1)\triangle = L_1 + x$$

$$N.dt = (\text{絶対不応期})$$

§3　興奮確率の従う運動方程式

入力の random 性に着目し，その統計的処理によってニューロンの特性を明らかにしようとする試みが過去十年間行われた。ニューロンの出力インパルス列のインパルス間隔の確率分布を Poisson 分布としたモデルが案出され，[5] 聴覚の蝸牛神経核を用いて，インパルス間隔の確率分布が調べられ類別された。[6] 基本的なニューロンモデルは（2．1）に提示されるものと同じく，入力刺激が重なって閾値以上になると発火が起るとすると，入力が random な場合の電位変動は吸収壁のある Brownian motion と考えることが出来る。[7] 絶対，相対不応期，過正常期をとり入れて，同じ考えに立って random な入力に対する応答が計算機シミュレーションされた。[8] これらの成果によって，Rodieck らの示し

たニューロンの類別がニューロンパラメターによって導かれることが判り，拡散方程式による取り扱いが定式化されて，[9] 一応この方法論は基礎づけられた。これら一連の作業は主として，random な興奮システムをその分布測定からシステムパラメターを決めようということであったが，それ以上の示唆を含んでいる。それは，基本的にはニューロンモデル（2．1）を導くに到った思想が正しく，Noiseが主要な役割を果すのではなかろうかということである。もちろん，神経の意味ある情報はNoiseと分別されるであろうが，入力情報がNoiseとの相互作用によって処理されることが推測される。もう一つは多体問題として確率化が有効であるという示唆である。Cowan[10]はニューロンの sensitibity の方程式に立脚してそれをHamiltonian formに変換することによって統計力学の手法に乗せることを試みた。

ここでは，一般化された神経運動方程式（2．5）から確率方程式を導く。ニューロンの興奮をmost dominant part と fluctuated partからなるとし

$$1_x\,[\nu_i(t)] = \langle S_i(t) \rangle + \Delta S_i(t)$$

とする。$\langle S_i(t) \rangle$の従う運動方程式を導く。（2．5）から

$$\begin{aligned}\nu_i(t+dt) - \nu^0(t) = {} & b\nu_i(t)\,(1-1_x\,[\nu_i(t)]) + F(t)\\ & -T+x+b\,(T-x)\,(1-1_x[\nu_i(t)])\\ & -L_1\,(1-1_x\,[\nu^0(t)] + 1_x[\nu_i(t)])\\ & +\sum_{j=2}^{n} L_j\,F_{j-1}\,(\nu^0(t))\end{aligned} \tag{3.1}$$

（2．5）はxによらず成立するから，第一式をxで微分する。

$$\begin{aligned}0 = {} & -b\nu_i(t)\,1'_x\,[\nu_i(t)] + F'(t)\\ & +1 \;-b\,(T-x)\,1'_x\,[\nu_i(t)]\\ & -b\,(1-1_x\,[\nu_i(t)])\\ & +L_1\,1'_x\,[\nu^0(t)]\end{aligned} \tag{3.2}$$

時刻tにi細胞がν_i，0細胞がν_i^0をとる確率をそれぞれ$f_i(\nu_i, t)$．$f^0(\nu^0, t)$とし，

$$p_i\,(x, t) = \int_{-\infty}^{x} f_i\,(\eta, t)\,d\eta$$

とすると（３．１），（３．２）は dt →0で，それぞれ

$$\int_{-\infty}^{\infty} (P^0(x,t)-p_i(x,t))dx-\int_{-\infty}^{x} P^0(x,t)\,dx$$
$$+x\,P^0(x,t)$$
$$=-b\int_{-\infty}^{x} P_i(x,t)\,dx+\langle F(t)\rangle$$
$$-T_i+x+bT_i\,P_i(x,t)$$
$$+L_1(1-P_i(x,t)-P^0(x,t))\tag{3.3}$$

$$-b\,P_i(x,t)+1+\langle F'(t)\rangle+bT\,P_i'(x)$$
$$-L_1\,P^{0'}(x)=0\tag{3.4}$$

但し右辺第一項積分の発散を避けるために十分大きいｘ以上でカットされた P（x，t）を新たにP（x，t）としてある。

j細胞からの入力を $a_{ij}1_x\,[\nu_j(t-\tau_j)]$（但し，$\tau_j$ は i，j 間の伝達時間），自発放電がある場合のその力を $f_{si}(t)$ とすると，

$$F(t)=\sum_{j\neq i} a_{ij}\,1_x\,[\nu_j(t-\tau_j)]+f_{si}(t)$$

であるから

$$\langle F(t)\rangle=\sum_{j\neq i} a_{ij}-\sum_{j\neq i} P_i(x,t-\tau_i)+\langle f_{si}(t)\rangle\tag{3.5}$$
$$\langle F'(t)\rangle=-\sum_{j\neq i} P_j'(x,t-\tau_j)\tag{3.6}$$

（３．３）は十分大きい任意の L_1について成立するから

$$1-P_i(x,t)=P^0(x,t)\tag{3.7}$$
$$P_i(x,t)=\int_{-\infty}^{\infty}\alpha_i(w,t)\,e^{iwx}\,dw$$
$$P^0(x,t)=\int_{-\infty}^{\infty}\alpha^0(w,t)\,e^{iwx}\,dw$$

（３．４）（３．６），（３，７）から

$$\alpha_i(0,t)=\frac{1}{b}$$
$$\alpha^0(0,t)=1-\frac{1}{b}$$

（３．３）で x ＝ 0 とすると，結局

$$P_i(0,t)=\sum_{j\neq i}\frac{a_{ij}}{bT_i}P_j(0,t-\tau_j)+\frac{1}{bT_i}\langle f_{si}(t)\rangle + d_i \qquad (3.8)$$

但し $$d_i=\frac{1}{bT_i}\left(T_i-\sum_{j\neq i}a_{ij}-\frac{3}{2b}\right)$$

$$\langle\sigma_i(t)\rangle = 1 - P_i(0,t)$$

であるから

$$\langle\sigma_i(t)\rangle=\sum_{j\neq i}\frac{a_{ij}}{bT_i}\langle\sigma_j(t-\tau_j)\rangle-\frac{1}{bT_i}\langle f_{si}(t)\rangle + \varepsilon_i \qquad (3.9)$$

但し $$\varepsilon_i = 1-\frac{1}{bT_i}\left(T_i-\frac{3}{2b}\right)$$

非線型方程式（２．１）のCaianiello 係数は，興奮確率についての線型方程式（３．９）の伝達確率に相当することが判る。又（２．１）がディジタル量を記述する方程式であるのに対し（３．９）はアナログ量の方程式である。

文　　献

1) W.S.Mc Culloch ,W.Pitts : Bull. Math. Biophysics 5 (1943) 115

2) 鈴木良次：生物物理講習会テキスト（１９６９）日本物理学会

3) E.R.Caianiello : J.Theor.Biol. 1 (1961) 204

4) E.R.Caianiello,A.DE Luca,L.M.Ricciardi : *Neural Networks* , Ed. E.R.Caianiello,Springer, 1968

5) S.W.Kuffler , R.Fitzhugh,H.B.Barlow : J.Gen . Physiol.40 (1957) 683

6) R.W.Rodieck, N. Y-S.Kiang, G.L.Gerstein : Biophys.J. 2 (1962) 351

7) G.L.Gerstein,B.M.Mandelbrot:Biophys.J.4 (1964) 41

8) C.D.Geisler, J.M.Goldberg: Biophys. J. 6 (1966) 53

9) P.I.M.Johannesma : *Neural Networks* , Ed. E.R.Caianiello, Springer, 1968

10) J.D.Cowan : ibid.